云 南 植 物 研 究 1992; 14 (3): 227—236
Acta Botanica Yunnanica

中国栎属的起源演化及其扩散*

周浙昆

(中国科学院昆明植物研究所，昆明 650204)

摘要 本文在栎属（*Quercus*）系统演化、化石历史和现代分布研究的基础上，讨论了中国栎属的起源、演化和现代分布格局形成的规律。栎属的现代分布中心在印度支那植物区，而这个分布中心就是栎属的起源地；加勒比植物区是栎属的次生分布中心。栎属于古新世早期在上述起源地，起源于三棱栎。栎属起源以后分化出青冈亚属和栎亚属，前者限于东亚、东南亚分布，后者广布于北温带。栎亚属形成以后，分化出高山栎组和巴东栎组两个原始类群，并通过巴东栎—橿子栎的路线演化出落叶栎类。北美的栎类有两个来源，一是通过高山栎、冬青栎演化而成；另一群源于欧亚的落叶栎类。

关键词 壳斗科；栎属；起源；演化；分布；区系

ORIGIN, PHYLOGENY AND DISPERSAL OF QUERCUS FROM CHINA

ZHOU Zhe-Kun

(*Kunming Institute of Botany, Academia Sinica,* Kunming 650204)

Abstract Origin, phylogeny and dispersal of *Quercus* from China were discussed based on studies of phylogeny, fossil history and modern distribution of *Quercus*. According to Takhtajan's view point of regionlizatiton of the world flora, a number of species in every region of the world were counted as follows: Caribbean region with 134 species belonging to one subgenus and three sectitons (3 / 1), Indo-Chinese region 118(3 / 2) and east Asian region 97(3 / 2). Above regions are abundant in a number of species and can be considered as the centres of majority. In conjunction with considering their phylogenetic relationships and fossil history Indo-Chinese region would be however the centre of distribution and speciation and could be original place of *Quercus*.

Original time of *Quercus* was suggested in early Plaeogene based on the fossil history of *Quercus*. *Trigonobalanus* has been recognized as probable ancestor of *Quercus*.

After the emergence of *Quercus* on the earth, two large groups, subg. *Cyclobalanopsis* and subg. *Quercus* were first derived. Subg. *Cyclobalanopsis* mainly developed and dispersed in

1991年3月收稿，同年5月定稿。
* 国家自然科学基金资助项目。

southeasten Asian. They dispersed not beyoned "the line of Wallace" forward to southeast and reached the line of Qinling moutain to Huaihe river forward to north. Two groups were evolved, sect. *Brachylepides* and sect. *Engleriana*, after the emergence of subg. *Quercus*. Sect. *Brachylepides*, the oldest group in subg. *Quercus*, mixed in broad evergreen forest at first and then developed and becomed dominant in Hengduan Mountain with the Tethys withdrawing and Himalayas rising since the Miocene because of adapted to dry enviroment. Deciduous oaks could be evolved from sect. *Echinolepides* via sect. *Engleriana* and then two sections, sect. *Quercus* and sect. *Aegilops*, were derived. These sections dispersed in North Temperate, reaching 62 degrees north latitude in northwesten Europa and 52 degrees north latitude in northeast. Deciduous oaks dispersed to subtropical area and tropical mountains when the glacier came and climate became cold in the earth. Oaks dispersed to North America by two routes: 1) from Tethyan region migrating across the middle Atlantic before the late Eocene, this group could be sect. *Protobalanus*, evolving from sect. *Brachylepides* via *Q.ilex*. This section is held to be primitive among American oaks; 2) across the Asia–Bering land bridge after the Miocene. Sect. *Quercus* could take this route.

In short *Quercus* was evolved from *Trigonobalanus* in tropic mountains of Indo–Chinese region in the early Paleocene and then dispersed to other areas from this region.

Key words Fagaceae; *Quercus*; Origin; Phylogeny; Dispersed; Flora

壳斗科（Fagaceae）是北半球亚热带森林和温带森林的重要成分之一。栎属（*Quercus*）约450种[1]，是壳斗科中最大的属。栎属植物不仅是亚热带常绿阔叶林的主要建群种，而且也是温带阔叶落叶林的优势种之一；同时还是硬叶常绿阔叶林的主要成分。其分布极为广泛，在欧亚从印度尼西亚的爪哇岛直到北欧北纬62°的斯堪

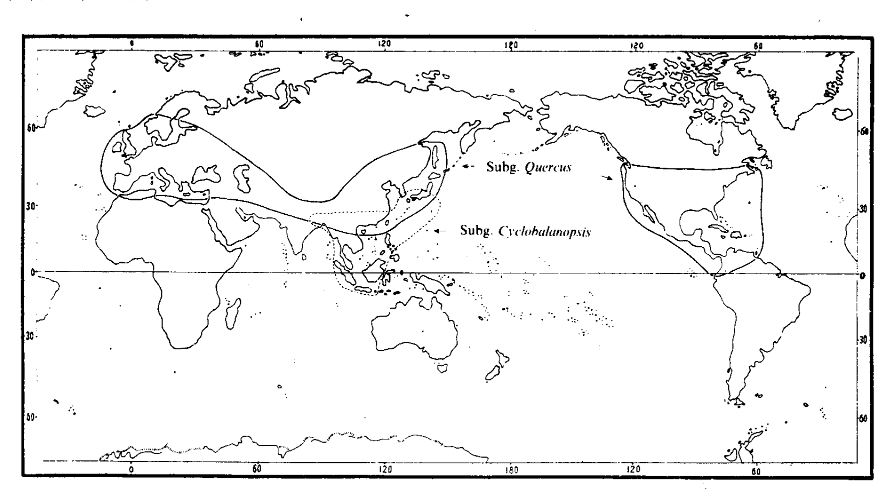


图 1. 青冈亚属和栎亚属的分布

Fig.1 Distributions of *Quercus* subg. *Cyclobalanopsis* and subg. *Quercus*

的纳亚半岛（Scandinavia）和北纬 52° 的鄂霍次克海域附近；在美洲从加拿大的东南部直到中美洲，小部分到南美的安第斯山脉（图 1)。在地史上栎属也是第三纪植物区系的重要分子。从始新世（Eogene）到第四系（Quaternary)，在北美和欧亚大陆都有丰富的化石发现。所以搞清栎属的系统演化规律，解释其区系的发生和发展，对于揭示北半球热带及其温带植物区系的发生和发展及其演化规律有着重要意义。

本文在栎属系统演化、化石历史和现代分布研究的基础上①，讨论中国栎属的起源、演化和现代分布格局形成的规律。

一、国产栎属的系统演化

笔者在博士论文①中详细讨论了栎属的系统演化规律，此处不在赘述，仅将其结果记述如下。

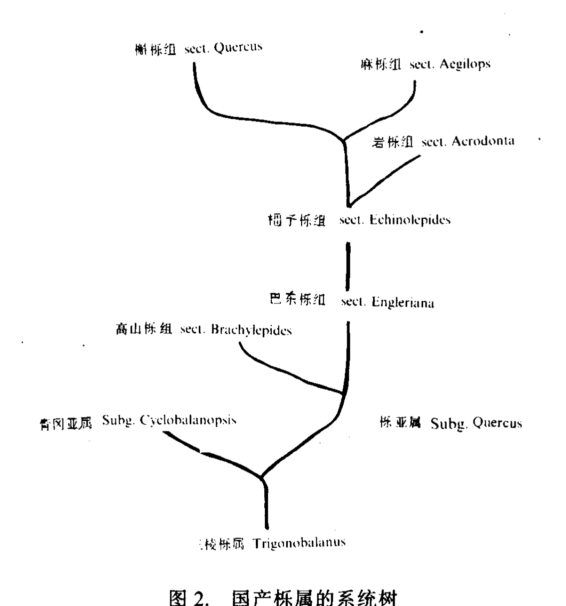


图 2. 国产栎属的系统树

Fig.2 Phylogentic tree of *Quercus* from China

曾被划分为两个独立属的栎属和青冈属应归并为一属。在以上两个亚属中，青冈亚属的壳斗苞片排列成同心圆在壳斗科中是明显的近祖性(plesiomorphic)[2]；此外青冈亚属的头状的三棱栎型的柱头（capitate trigonobalanoid′ stigmas）较之栎亚属更接近祖先类型三棱栎属(*Trigonobalanus*)[3]。青冈亚属的花表现了从虫媒到风媒的过渡[4]，而栎亚属只有风媒。因而可以推测青冈亚属可能是代表栎属中的一个原始类群。木材学的研究结果也佐证了这一个推论[5]。

栎亚属可划分为 6 个组。其中高山栎组（Sect. *Brachylepides*(A. Camus) Z. K. Kun et C. Y. Wu）是较早分化并朝一独特方向演化的类群。巴东栎组是一个强烈分化的群类，从这一类群发展出过渡类型的橿子栎组（Sect. *Echinolepides*(A. CAmus) Z. K. Zhou et C. Y. Wu)，从橿子栎组再演化出两个相对进化的落叶类群的组即麻栎组和槲栎组。各类群间的系统演化关系见图 2。

二、分布中心和起源地

分布中心的确定有两条原则可循：1）种类分布最多的地区即多度中心；2）具有反映类群系统演化各主要阶段的地区即多样化中心。表 1 总结了栎属在世界各植物区的分布。种类

①周浙昆. 1990. 中国栎属的起源演化和分布. 中国科学院昆明植物所博士论文.

最多的几个区依次排列是加勒比植物区(植物区的定义和范围依照 Takhtajan [7]),

表 1. 栎属各亚属和组在世界植物区的分布*

Fig.1 Distributions of subgenera and sections of *Quercus* in floristic regions*

Floristic region	Subgen. Cycloba–lanopsis	Subgen. Quercus: Cerris	Mesoba–lanus	Macrob–alanus	Lepidob–alanus	Protob–alanus	Erytrob–alanus	No. sp	No. endemic sp.
Euro–Siberian		1	1		8			10	0
Eastern Asian	56	18	2		21			97	45
Atlantic North American					13		26	38	?
Rocky Mountain					27	6	5	38	?
Meditranean		11	1		19·			31	18
Irano–Turanian		7			4			11	2
Madrean					27	6		33	?
Indian	4	11			4			18	2
Indo–chinese	100	5	1		12			118	73
Malaysian	19							19	16
Caribbean				12		19	104	135	?

* Concepts of subgenera and sections from A. Camus, 1936—1954

?: no available or reliable information

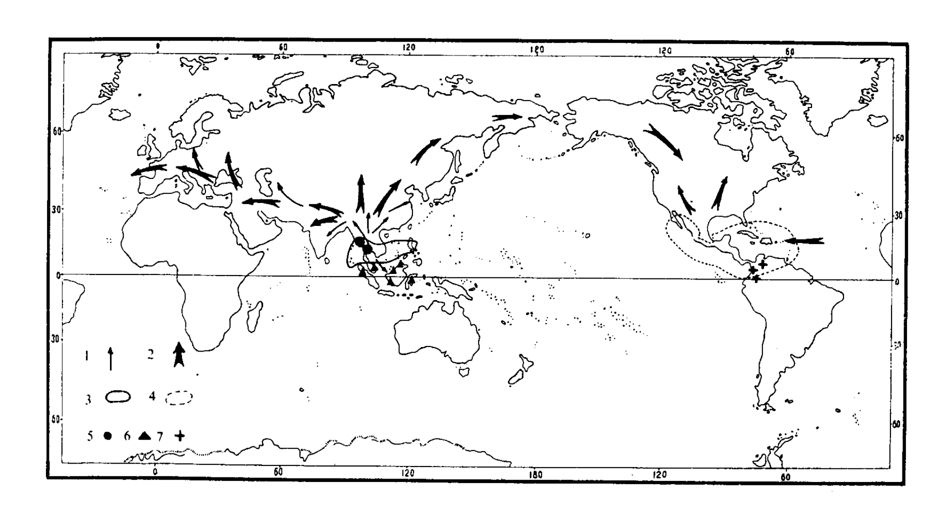


图 3. 栎属的分布中心、扩散线路和三棱栎属的分布

Fig.3 Distribution centres & the dispersal ways & directions of *Quercus* & *Trigonobalanus*

1. the dispersal ways of subg. *Cycloblanopsis*; 2. the dispersal ways of subg. *Quercus*; 3. the first distribution centre; 4. the second distribution centre; 5. *Trigonobalanus doichangensis*; 6. *Tr. verticillata*; 7. *Tr. excelsa*

135 种占世界栎属种类的 30%，印度支那植物区 118 种，占 26%；东亚植物区 97 种，占 21.6%。其余各地区的种类都在 40 种以下，仅占栎属种类的 10%以下。因而可以确认栎属的多度中心是：加勒比植物区，印度支那植物区和东亚植物区。从种类的多样化角度看，加勒比植物区有 1 亚属 3 组[8]（组之概念依照 A. Camus[6]）；印度支那植物区和东亚植物区同为 2 亚属 3 组。而且印度支那植物区包含了栎属各演化阶段的代表。由此看栎属的多样化中心就是印度支那植物区和东亚植物区。再结合多度中心看，栎属的现代分布中心就应该是印度支那植物区，其范围从我国境内的云南南部、东南部、广东、广西南部、海南和台湾大部到缅甸、泰国、越南、老挝和柬埔寨[7]（图 3）。而加勒比植物区主要指中美洲地区[7]（图 3）是栎属的次生分布中心。

然而现代分布中心并不一定等于起源地或是演化中心，对此还要做具体分析。一个类群的起源地应该是：1）该类群最早化石发现的地方；2）原始种系最集中，各演化阶段的类群都有代表的地区，而这一地区自该属发生以来又没有经受过巨大灾害。虽然栎属的化石记录无助于直接确定栎属的起源地，但是不同地史时期发现的栎属叶化石的叶结构是有差异的，因而化石的历史对于栎属起源地点的推测是有帮助的。最早的栎属的叶化石是全缘的，有锯齿的类群出现较晚，而叶片深裂的化石最晚出现[9]。同样叶形的化石种类，在欧洲出现的时间要明显早于北美出现的时间。这就表明欧洲栎属的历史要早于北美。落叶栎类即槲栎组在欧洲出现的时间是上新世[10]，而这类化石在我国和日本中新世地层就有报道[11—13]。从化石记录看东亚的栎属化石历史要早于欧洲，欧洲的栎属化石历史又早于北美；那么东亚的栎属区系也就早于北美。栎属系统演化已确认青冈亚属是栎属最早出现或者说原始类群。它的地史分布和现代分布都仅限于东亚，在美洲从未发现过化石。现代地理分布的研究表明青冈亚属的分布中心在印度支那植物区。栎亚属的一些原始类群如高山栎组和巴东栎组在印度支那植物区都有代表，就是较进化的落叶栎类在此植物区也有分布。可见印度支那植物不仅是古老类群最丰富的地区，也是栎属各演化阶段都有代表的地区。而这个区域位于古老的康滇古陆，自第三纪以来，也就是栎属起源以来未曾受过冰川或是其它灾难性气候的影响。综上所述可以认为印度支那植物区即行政区划上的中国云南南部、东南部、广西南部和广东西南部、缅甸、泰国、越南、老挝、柬埔寨是栎属的起源地。这一推论也可以从栎属的祖先类群的分布得到佐证。

三棱栎属是栎属的祖先类群，这一观点已经为众多的分类学家所接受[2—3, 14—15]。三棱栎属共 3 种，分布区如图 3。*Trigonobalanus doichangensis* 分布于泰国和云南南部（澜沧、孟连），*Trigonobalanus verticillata* 分布在马来西亚；而 *T. excelsa* 分布于哥伦比亚。地史上的三棱栎属曾有过广泛的分布，现在分布于哥伦比亚的三棱栎就是这种广泛分布的残余和证据。在现存三棱栎属的 3 个种中和栎属关系最近的是 *Trigonobalanus doichangensis* (A. Camus) Forman[3]。而这个种的分布区域和以上推测的栎属的起源地是一致的（图 3）。一个类群的起源地点不可能远离其祖先类群，这就进一步证实了以上对栎属的起源地的推测是合理的。这个推论和 Steenis 的“壳斗科”起源于昆士兰到云南南部的假设相吻合[16]。

以上栎属系统发育和地理分布的讨论还可以看出栎属在该地区起源以后便迅速分

化，首先演化成两个大类。其中青冈亚属主要在东亚和中南半岛演化；而栎亚属一部分在云贵高原分化之后向欧洲扩张，另一部分沿古地中海沿岸在大西洋尚未扩张到现在的宽度之前（始新世）分布到了美洲。在中美洲得到了第二次发展（次生发展）的。

三、起源的时间和可能的祖先

栎属化石历史的研究表明：1）在古新世地层中到目前为止没有发现可靠的栎属大化石[17]；2）始新世发现的栎属大化石已经有了较大分化[9, 15]；3）从古新世到始新世孢粉栎属化石在地层中的比例逐步增多[18]；4）*Dryophyllum* 是一个化石形态属，常见于古新世地层，始新世以后逐步减少至消失。这个化石形态属过去曾被认为是和栎属有直接亲缘关系的一类壳斗科化石[19]。Jones 和 Dilcher[19, 20]最近的研究已经表明，*Dryophyllum* 是一个混杂的类群。至少可以分成三个大类：一类应归入胡桃科；一类和栲属有亲缘；另一类则和栎属的祖先类群有亲缘关系。因而综上所述可以推论：栎属起源的时间不早于白垩纪最晚期，也不晚于始新世早期，最有可能的起源时间是古新世早期。

在以上章节的讨论中，已多次提到栎属可能的祖先是三棱栎属。在三棱栎属现存的3个种中和栎属关系最近的是三棱栎。然而一个现生类群不可能直接起源于另一现生类群，栎属可能的祖先就应该是现在已经绝灭了的和三棱栎（*Trigonobalanus doichangensis* (A. Camus) Forman）有直接亲缘关系的某一个三棱栎类。

四、散布途径和现代分布格局的解释

1. 青冈亚属的散布途径和现代分布格局

青冈亚属是一个热带亚洲分布的亚属。它的现代分布中心在印度支那和泰国北部，中国云南南部、西南部和广东西南部、海南和广西南部。青冈亚属从这一区域向几个方向扩散。向南遍布整个中南半岛、马来西亚，种类向东南逐步减少，达到印度尼西亚的苏门答腊、爪哇、加里曼丹和巴厘岛，而不逾越华莱士线（图1，图3）。向东、东北散布到我国东部、台湾，朝鲜和日本本洲北纬36°左右的地方。向北一直扩散到北纬40°，中国辽宁、抚顺一带。上新世以后出现全球的气候变凉，整个气候带南移，导致了相应的热带植被的南移，亚热带常绿阔叶林的北界退至今天的秦岭—淮河以南一线，青冈亚属分布的北界也就止于此。向西北沿当时的古地中海沿岸在渐新世曾扩散到欧洲[10]。同样是上新世全球性气候变冷的原因导致了青冈亚属在这一地区的消失。印度板块和欧亚板块的碰撞，古地中海的消失，气候干燥可能是青冈亚属在古地中海消失的原因。青冈亚属向西扩散到东喜马拉雅和印度东北部则是第四纪以后的事件。因为在上新世以前的印度板块的地层中均无栎属化石发现[21]，目前扩散到印度的种类也是有限的几种。

2. 高山栎组的散布途径和现代分布格局

从栎属系统树可以看出高山栎组是栎亚属中最原始的类群。高山栎（*Quercus semicarpifolia*）是高山栎组（也是栎亚属）中最原始的种类，它和青冈亚属有最近的亲缘关系[5]。如果上述栎属的起源地的推测不谬的话，高山栎组也应该是在云南南

部、西南部、缅甸和泰国北部起源的。它们起源之后向北、向东、向西扩散到当时（古新世—渐新世）的整个亚热带常绿阔叶林的范围。但是，高山栎组在当时的亚热带常绿阔叶林中并不占优势，在中新世以前的地层中没有这类化石的报道。中新世以后随着喜马拉雅山脉的隆起和不断抬升，横断山区的环境发生了巨大变化，气候冷而干旱。这种环境对其它亚热带常绿阔叶树种的生长显然是不合适的。而高山栎组植物固有的生理特性，如硬叶、被厚毛、二层近轴表皮层等，使之适应这种环境，而在横断山区得到了较大的发展，许多成了亚高山和高山林带的优势种和建群种。若干新的特有类型在横断山区出现，使这一地区成了高山栎的次生分化中心。中新世以后横断山区的化石植物群皆以高山栎类为主要成分[22, 23]，而分布于其它地区的高山栎类，或逐步消失，或呈孑遗状态。刺叶栎的分布（图 4）和金振洲先生报道的云南禄劝的硬叶常绿阔叶的群落[24]就是这种分布格局形成的一个例证。

这里还值得一提的是高山栎组和地中海沿岸分布的冬青栎（*Q. ilex* L.）类的硬叶常绿栎类和分布在北美的马德兰地区的硬叶常绿栎类（*Q. chrysolepis*）之间的关系。这三类硬叶栎类的外部形态和生态适应性相似，发展过程相同，但解剖特征有明显差异。高山栎类分布的西北界是阿富汗，北界到甘肃丹曲。而冬青栎的南界和东南界到伊朗—土耳其。冬青栎和分布于马德兰地区的硬叶栎类则有大西洋相隔。上述三个地区在始新世或以前植物的直接传播是有可能的[25, 26]。Axelord 在讨论马德兰地区和地中海地区的硬叶栎类时，就曾认为马德兰地区的硬叶栎类源于地中海，甚至横断山地区的高山栎类也是源于现代的地中海[8]。基于栎属地理分布和系统发育的讨论，笔者认为这三个

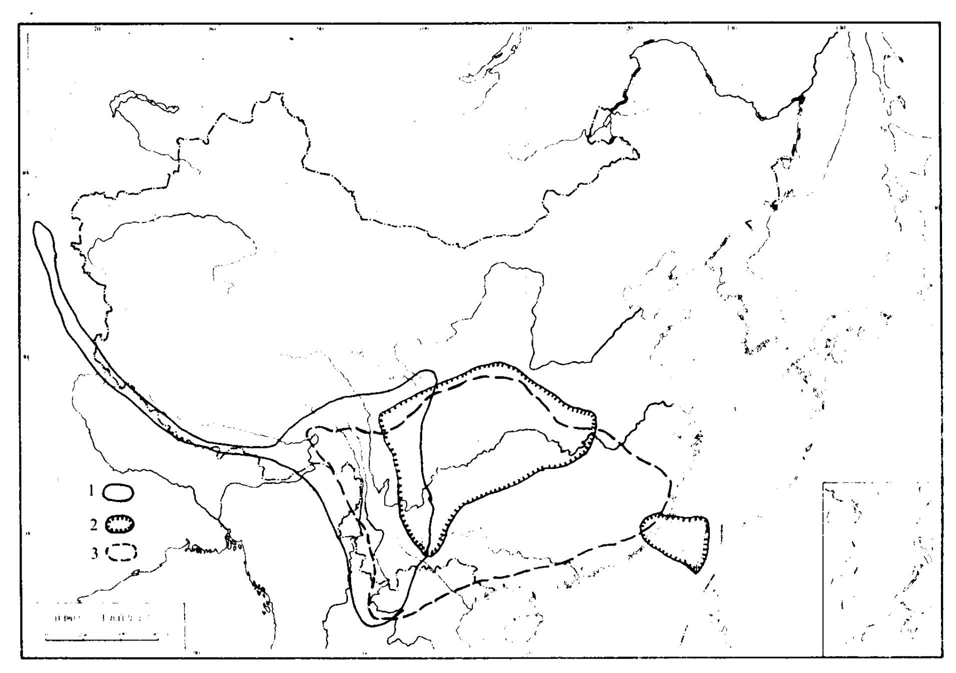


图 4.　高山栎组（除刺叶栎）(1)、刺叶栎（2）和巴东栎组（3）的分布

Fig.4　Distributions of Sect. *Brachylepides*(except *Q. spinosa*) (1), *Q. spinosa*(2) & Sect. *Engleriana*(3)

地区的硬叶栎类均源于泰国北部，云南南部和西南部。起源以后沿古地中海沿岸扩散到现代地中海地区直到北美的马德兰地区，随着古地中海的退却，大西洋的加宽，这三个地区的常绿栎类被环境间隔，形成了一个替代分布的系列。

3. 巴东栎组的散布途径和分布格局

巴东栎组也是栎亚属中较早分化出来的一类群。它的现代分布中心是云贵高原地区、横断山地区、滇黔贵地区和北部湾地区（植物地区的定义和范围依照吴征镒[27]）。这群植物起源之后在这一地区分化和发展，向北、向东、向西扩散到当时亚热常绿阔叶林的范围。在横断山地区它们主要分布在海拔2000 m以下的地带。这一类群植物和常绿阔叶林的其它种类的竞争中较之高山栎要成功。它们现在主要是混生在亚热带常绿阔叶林中。

4. 橿子栎组的散布途径和分布格局

橿子栎（*Q. baronii*）是从巴东栎组中分化出来的一个类群。它是巴东栎类（常绿栎类）向落叶栎的一个过渡类群。在巴东栎组中和橿子栎最接近的种类是匙形栎（*Q. dolicholepis* A. Camus = *Q. spathulata* Seem.）。而匙形栎则是在横断山区最丰富。因而推测橿子栎类可能起源于横断山地区的北段，由此向黄土高原地区和华中地区扩散后形成今天这种分布式样的。

5. 落叶栎类（槲栎组和麻栎组）的散布途径和分布格局

麻栎组和槲栎组是栎属中落叶栎的代表。是起源较晚的两个类群。前已论述落叶栎源于橿子栎，当然不是现存之橿子栎，而是其祖先类群。从橿子栎起源于匙形叶栎而匙形叶栎主要分布于横断山区和云贵高原地区这一事实可以推测：橿子栎的祖先类群也是起源于横断山区和云贵高原的。落叶栎类的起源也就有可能也是在横断山区和云贵高原地区。

落叶栎类起源之后便迅速分化成了两个类群即麻栎组和槲栎组。麻栎组的一部分沿古地中海沿岸扩散到现在的伊朗—土兰植物区，第四纪以后向西扩散到印度东北部。另一部分向东、向北并扩散到现在华北、华中和华东植物区。槲栎组也有几支扩散线路。一支沿古地中海沿岸大约在晚第三纪早期扩散到欧洲大陆，在上新世繁盛于欧洲大陆形成了该组的一个分布中心。向东、向东北扩散到我国华北地区，并产生了若干新的特有类型，形成了另一分布中心。向东最远到达日本和台湾，向东北在中新世扩散到西伯利亚[28]，并在上新世以前就通过白令海峡到达北美。化石证据表明，西伯利亚东北部和日本的植物区系在中新世是相似的。日本中新世植物群和美国俄勒冈的中新世植物在属甚至在种的水平都有许多是共有的[28]。这表明在中新世上述三个地区的植物区系是一个整体，上新世以后随着全球性气候变凉，特别是第四纪冰川以后，上述槲栎组的连续分布区内产了许多地理间隔（如白令海峡的通道被隔断）而形成了几个间断的分布区。

上新世以后的气候变凉和第四纪冰川对地球环境的一个影响就是气候带南移。高纬度的阔叶林为针叶林所替代，落叶林也随热带森林的南移而向南侵。落叶栎类的这两个组可能在此时“侵入”到云南南部、西南和印度支那北部地区的热带山区的。以此形成了落叶栎类的现代分布格局。落叶栎类的扩散方式和现代分布格局的形成方式支持了Axelord关于落叶习性起源于热带或热带山区的论述[29]。

6. 北美洲—中美洲的栎属的现代分布格局的形成

美洲是栎属的次生分布中心，栎类的总数在 150—180 种左右。这里仅利用已有的资料做些初步的讨论。

美洲的栎属有 sect. *Macrobalanus*, sect. *Protobalanus*, sect. *Erythrobalanus* 和 sect. *Lepidobalanus* [6, 8]。其中 sect. *Protobalanus* 是最原始的类群，它和分布于地中海沿岸的冬青栎类有最近的亲缘关系，可能源于同一祖先[8]，与分布横断山区的高山栎类似为一替代系列。在始新世中期以前东亚的植物可以通过中亚、西亚和欧洲迁移北美而没有海洋、高山的障碍[25, 26]。sect. *Protobalanus* 可能就是在始新世沿这条途径通过当时尚未完全扩张的大西洋扩散到美洲的马德兰地区的。美国田纳西始新世地层的三棱栎属的化石就是这条传播途径可能性的证据[15]。在马德兰地区通过 sect. *Protobalanus* 再演化出北美的其它栎类[9, 30]。北美的一部分落叶类群则是在中新世通过白令海峡自东亚扩散而来。中新世日本北部、西伯利亚及美国阿拉斯加、俄勒冈地区之间的高度的植物区系的相似性是这条传播途径的例证[28]。

图 3 绘出了栎属的起源地（分布中心），以及散布的线路，并综上所述可以得出以下结论：栎属大约是在古新世早期，通过三棱栎属起源于旧世界的热带亚洲的大陆——中南半岛北部和华南热带地区的。栎属起源后迅速分化为两个大类群即现在的青冈亚属和栎亚属，青冈主要限于东亚、东南亚热带和亚热带地区。栎亚属向北扩散，逐步演化形成了适应温带气候的落叶栎类。北美的栎类也是源于热带亚洲的，或通过高山栎及其替代类群演化而成，或通过白令海峡扩散而来。栎属起源、演化及现代分布格局形成的例子印证了吴征镒教授关于“我国南部、西南部和中南半岛在北纬 20°—40°间的广大地区最富于特有古老科属。这些第三纪古热带起源的植物区系即是近代东亚温带、亚热带植物区系的开端，这一地区就是它们的发源地，也是北美欧洲等北温带植物区系的开端和发源地”的论点[31]。

致谢　导师吴征镒教授指导，李恒、黄成就教授审阅文稿，提出许多宝贵意见，并和 Wilkinson 博士、孙航先生进行过有益的讨论。杨建昆先生代绘分布区图。

参考文献

〔1〕 Willis J C A. A dictionary of the flowering plants and ferns. 7th edition, Revised by H. K. Airy Shaw. Cambridge University Press. 1973.

〔2〕 Nixon K C. Origins of Fagaceae. in P. R. Cane and S. Blackmore (ed.) Systemtics Association Special Vol. Clarendon Press Oxford, 1989; (40): 23—43

〔3〕 Nixon K C, Crepet W L. Trigonobalanus (Fagaceae) taxonomic status and phylogenetic relationships. *Amer J Bot* 1989: **76**(6): 828—841

〔4〕 Kaul R B, Abbe E C. Inflorescens architecture and evloution in the Fageceae. *J Arnold Arbor* 1984: **65**: 375—401

〔5〕 李文华. 西藏森林. 北京：科学出版社，1985：122—127，257—260

〔6〕 Camus A, Les Chenes. Monographie du Genre Quercus (et Lithocarpus). Paris: Academia des Sciences, 1936—1954

〔7〕 Takhtajan A. Flowering Plants Orgin and Dispersal (English edition). London: Oliver and Boyd Ltd., 1969: 87—90

〔8〕Axelrod D I. Biogeography of oaks in the Arcto-Tertiary Province. *Ann Missouri Bot Gard* 1983; **70**: 629—657
〔9〕Jones J H. Evloution of the Fagaceae: The Implications of Foliar features. *Ann Missouri Bot Gard* 1986; **73**: 228—275
〔10〕Kvaoek Z, Walther H. Paleobotanical studies in Fagaceae of the European Tertiary. *Pl Syst Evol* 1989; **162**: 213—229
〔11〕Huzioka K. The Utto Flora of Northeasbern Honshu. Geol. Surv. Japan 80th Mem. Publ. 1963: 153—216
〔12〕Tanai T. Neogene floral changes of Japan. in Jubilee Publ. Commenorating Prof. Sass 60th Birthday. 1967: 317—334
〔13〕李浩敏，杨桂英. 吉林敦化秋梨沟中新世植物群. 古生物学报 1984; **23**(4): 204—214
〔14〕Forman L L. Trigonobalanus and its importance in the taxonomy of the Fagaceae. *Proc Roy Soc London ser. B, Biol Sci* 1964; **161**: 48—49
〔15〕Crepet W L, Nixon K C. Earlist megafossil evidence of Fagaceae: Phylogenetic and biographyic implication. *Amer J Bot* 1989; **76**(10): 1493—1505
〔16〕Steenis C G J Van. Nothofagus, Key genus of plant geography, in time and space, living and fossil, ecology and phylogeny. *Blumea* 1971; **19**(1): 5—98
〔17〕Wolfe J K. Fossil forms of Amentiferae. *Britonia* 1974; **25**: 334—335
〔18〕宋之琛，李曼英，钟林. 广东三水盆地白垩纪—早第三纪孢粉组合. 北京：科学出版社，1986: 1—29，80—83
〔19〕Jones J H, Manchester S R, Dilcher D L. Dryophyllum Debey ex Saporta, Juglandaceous not Fagaceous. *Review of Palaeobotany and Palynology* 1988; **56**: 205—211
〔20〕Jones J H, Dilcher D L. A study of the "Dryophyllum" leaf forms from the Paleogene of sotheastern North America. *Palaeontographica Abt B* 1988; **208**: 53—80
〔21〕Lakhanpal R N, Maheshwari H K, Awasthi N. A Catalogue of Indian fossil plants. Lucknow: Prem Printing Press, 1976.
〔22〕陶君容，孔昭宸. 云南洱源三营煤系的植物化石群和孢粉组合. 植物学报 1973; **15**(1): 120—126
〔23〕陶君容. 横断山区中段——兰坪新第三纪植物化石群及其意义. 横断山考察专集，第二集. 北京：北京人民出版社，1986: 58—65
〔24〕金振洲. 硬叶常绿阔叶林中的苔藓林——黄背栎-云生兔儿风群丛. 云南植物研究 1981; **3**(1): 75—88
〔25〕Raven P H, Axelrod D I. Angiosperm biogeography and past continetal movements. *Ann Missouri Bot Gard* 1974; **61**: 539—673
〔26〕Jen Hsü. Late Cretaceous and Cenozoic vegetation in China, emphasizing their connections with North America. *Ann Missouri Bot Gard* 1983; **70**: 490—508
〔27〕吴征镒. 论中国植物区系的分区问题. 云南植物研究 1979; **1**(1): 1—22
〔28〕Wolfe J K. Neogene floristic and vegetational history of the Pacific Northwestern North America and Northeastern Asia. *Madrono* 1969; **20**(30): 83—110
〔29〕Axelrod D I. Origin of deciduous and evergreen habits in temperate for ests. *Evolution* 1966; **20**: 1—15
〔30〕Trelease W. The American oaks. *Mem Natl Acad Sci* 1924; **20**: 1—225
〔31〕吴征镒. 中国植物区系的热带亲缘. 科学通报 1965; (1): 25—33